

コモウイルス科 (Comoviridae)

東京農業大学 ^{なつ}夏 ^{あき}秋 ^{けい}啓 ^こ子
 北海道農業研究センター ^こ小 ^{ばやし}林 ^ゆ有 ^き紀

はじめに

コモウイルス科 (Comoviridae) は植物ウイルスのみから構成され、コモウイルス (Comovirus) 属、ファバウイルス (Fabavirus) 属およびネポウイルス (Nepovirus) 属が所属する。コモウイルス科が創設されたのは国際ウイルス分類委員会第6次報告書 (MURPHY et al., 1995) からである。被害や発生が顕著に拡大して注目されているわけではないが、コモウイルス科のウイルスは草本から木本まで多数の植物に感染し、伝染様式も多様で、かつ世界中に発生している点で農業上も重要性が高い。

I コモウイルス科と分類基準

植物ウイルスは粒子の被膜の有無、粒子の形態、ゲノム核酸の種類、ゲノムの構造、塩基数や配列の相同性、宿主域、伝染方法、血清反応の相違などによって分類される。コモウイルス科ウイルスは粒子形態や核酸の種類が同一であり、ゲノム構造も類似しているが、宿主域、伝染方法、血清学的性質の違いなどから3属に類別されている。

コモウイルス科ウイルスのゲノムは+鎖1本鎖RNAである。このゲノムは2分節 (RNA-1 および RNA-2) で、コモウイルス属とファバウイルス属の RNA-1 は 5.9 ~ 7.2 kb, RNA-2 は 3.5 ~ 4.5 kb, ネポウイルス属の RNA-1 は 7.2 ~ 8.4 kb, RNA-2 は 3.9 ~ 7.2 kb である。RNA-1 はヘリカーゼ, VPg (ゲノム結合タンパク質), プロテナーゼ, ポリメラーゼなどウイルスゲノムの複製にかかわる遺伝情報を担い、RNA-2 は外被タンパク質 (CP) と移行タンパク質の遺伝子を担っている。ネポウイルスでは、さらに RNA-1 には P1A (または X1, X2) と呼ばれる機能不明のタンパク質, RNA-2 には P2A (または X3, X4) と呼ばれる RNA-2 の複製にかかわるタンパク質もコードされている。RNA-1,

RNA-2 とも最初はポリプロテインとして翻訳され、プロテナーゼによって分解されて機能のあるタンパク質となる。なお、ネポウイルス属の複数のウイルスでは、サテライト RNA の存在も知られている。

ウイルス粒子は耐熱性が高く (60℃以上)、被膜がなく、DN 法による電子顕微鏡観察では直径 28 ~ 30 nm の小球形粒子が観察される。超薄切片像では、ウイルス粒子が感染植物細胞の細胞質に散在、結晶あるいは偽結晶状に観察される。これらは RNA-1 を含む B 粒子, RNA-2 を含む M 粒子に加えて、RNA を含まない T 粒子の3種類からなり、異なる沈降速度を有する。ネポウイルス属の数種においては RNA-2 が B 粒子にも含まれる。ウイルス粒子を構成する CP は、コモウイルス属およびファバウイルス属では 40 ~ 45 kDa (CPL) および 21 ~ 27 kDa (CPS) の2種類であるが、ネポウイルス属は 52 ~ 60 kDa の単一である。

コモウイルス属は、Cowpea mosaic virus (CPMV) をタイプ種とし、属名は本ウイルスに由来する。同属にはさらに14種が含まれ (表-1)、世界各地で発生している。多くはマメ科植物に発生するウイルス (表-1②~⑩, ⑬) であるが、ナス科 (表-1⑪)、アブラナ科 (表-1⑫)、ウリ科 (表-1⑭)、ツルムラサキ科 (表-1⑮) を宿主とする種もある。各ウイルスの宿主域は実験的にも比較的狭い。コウチュウ目の昆虫、特にハムシ科やテントウムシ科の昆虫によって伝搬されるが、ウイルス獲得吸汁期間は数分、ウイルス保持期間は数日から数週間であり媒介虫体内での増殖は認められない。また、高率に種子伝染する例が知られている。

ファバウイルス属はソラマメウイルス1 (*Broad bean wilt virus 1*, BBWV-1) をタイプ種とし、属名はソラマメの学名に由来する。同属にはさらに、2種が含まれ、世界各地で報告されている (表-2)。広い宿主域を有し、多様な病徴を示す。また、各種のアブラムシによって非永続的に伝搬される。

ネポウイルス属はタバコ輪点ウイルス (*Tobacco ring-spot virus*, TRSV) をタイプ種とし、属名は線虫 (nematode) 伝染性で多面体 (polyhedral) のウイルス粒子をもつことに由来する。ゲノム構造はコモウイルス属やフ

Plant Virus Classification. (5) The Family Comoviridae. By Keiko T. NATSUAKI and Yuki O. KOBAYASHI

(キーワード: コモウイルス属, ファバウイルス属, ネポウイルス属, 血清学的診断法, RT-PCR法)

表-1 コモウイルスの種一覧

ウイルス学名	ウイルス和名 ^{a)}	略号
① <i>Andean potato mottle virus</i>		APMoV
② <i>Bean pod mottle virus</i>		BPMV
③ <i>Bean rugose mosaic virus</i>		BRMV
④ <i>Broad bean stain virus</i>		BBSV
⑤ <i>Broad bean true mosaic virus</i>		BBTMV
⑥ <i>Coupea mosaic virus</i>		CPMV
⑦ <i>Coupea severe mosaic virus</i>		CPSMV
⑧ <i>Glycine mosaic virus</i>		GMV
⑨ <i>Pea green mottle virus</i>		PGMV
⑩ <i>Pea mild mosaic virus</i>		PMiMV
⑪ <i>Quail pea mosaic virus</i>		QPMV
⑫ <i>Radish mosaic virus</i>	ダイコンひだ葉モザイクウイルス	RaMV
⑬ <i>Red clover mottle virus</i>		RCMV
⑭ <i>Squash mosaic virus</i>	スカッシュモザイクウイルス	SqMV
⑮ <i>Ullucus virus C</i>		UVC

^{a)} ウイルス和名が空欄のウイルスは、日本未発生。

表-2 ファバウイルスの種一覧

ウイルス学名	ウイルス和名 ^{a)}	略号
① <i>Broad bean wilt virus 1</i>	ソラマメウルトウイルス1	BBWV-1
② <i>Broad bean wilt virus 2</i>	ソラマメウルトウイルス2	BBWV-2
③ <i>Lamium mild mosaic virus</i>		LMMV

^{a)} ウイルス和名が空欄のウイルスは、日本未発生。このほか、日本発生種（国際ウイルス分類委員会未承認）として、リンドウモザイクウイルス（Gentian mosaic virus, GeMV）が登録されている。

ファバウイルス属と類似するが、外被タンパク質は1種類である。また、属内は、RNA-2の分子量と含有粒子の種類によってサブグループA（表-3①～⑧の8種）、サブグループB（表-3⑨～⑰の9種）、サブグループC（表-3⑱～㉔の15種）に分類されている。多くは、*Xiphinema* 属、*Longidorus* 属、または *Paralongidorus* 属線虫によって永続的に伝搬され、一部は花粉伝染、種子伝染することも知られている。それぞれの種の宿主域は比較的狭いが、宿主は草本、果樹、樹木等多様であり、世界中で広く発生している。

コモウイルス科ウイルスにおける同属内の種の類別は、CPやポリメラーゼのアミノ酸配列の相同性が75%以下であること、シュードリコンビナント（相互のゲノム交換）ができないこと、血清反応の相違等による。また、ネボウイルス属ではそれらに加えて媒介者の種の相違があげられる。

コモウイルス科と近縁なウイルスとしてチエラウイルス (*Cheravirus*) 属とサドワウイルス (*Sadwavirus*) 属

のほか、セクイウイルス科 (*Sequiviridae*) があげられる (FAUQUET et al., 2005)。また、ポリオウイルスなどヒトをはじめとする脊椎動物に感染するウイルスを含むピコルナウイルス科 (*Picornaviridae*)、また、粒子の形態は異なるが、植物ウイルスの最大の科であるポティウイルス科 (*Potyviridae*) などとも、ウイルスゲノムの5'末端に VPg (genome-linked viral protein) と呼ばれる小さいアミノ酸が共有結合すること、3'末端にはポリAテールが存在すること、翻訳様式、非構造タンパク質の塩基配列などが類似している。

II 日本で発生しているコモウイルス科のウイルス

1 コモウイルス属

日本で発生が確認されているのは、ダイコンひだ葉モザイクウイルス (RaMV, 異名 = Radish enation mosaic virus) およびスカッシュモザイクウイルス (SqMV) の2種である。

表-3 ネボウイルスの種一覧

ウイルス学名	ウイルス和名 ^{a)}	略号
① <i>Arabis mosaic virus</i>	アラビスマザイクウイルス	ArMV
② <i>Arracacha virus A</i>		AVAA
③ <i>Artichoke Aegean ringspot virus</i>		AARSV
④ <i>Cassava American latent virus</i>		CaALV
⑤ <i>Grapevine fanleaf virus</i>	ブドウファンリーフウイルス	GFLV
⑥ <i>Potato black ringspot virus</i>		BRSV
⑦ <i>Raspberry ringspot virus</i>		RpRSV
⑧ <i>Tobacco ringspot virus</i>	タバコ輪点ウイルス	TRSV

⑨ <i>Artichoke Italian latent virus</i>		AILV
⑩ <i>Beet ringspot virus</i>		BRSV
⑪ <i>Cocoa necrosis virus</i>		CoNV
⑫ <i>Crimson clover latent virus</i>		CCLV
⑬ <i>Cycas necrotic stunt virus</i>	ソテツえそ萎縮ウイルス	CNSV
⑭ <i>Grapevine chrome mosaic virus</i>		GCMV
⑮ <i>Mulberry ringspot virus</i>	クワ輪紋ウイルス	MRSV
⑯ <i>Olive latent ringspot virus</i>		OLRSV
⑰ <i>Tomato black ring virus</i>	トマト黒色輪点ウイルス	TBRV

⑱ <i>Apricot latent ringspot virus</i>		ALRSV
⑲ <i>Artichoke yellow ringspot virus</i>		AYRSV
⑳ <i>Blackcurrant reversion virus</i>		BRV
㉑ <i>Blueberry leaf mottle virus</i>		BLMoV
㉒ <i>Cassava green mottle virus</i>		CsGMV
㉓ <i>Cherry leaf roll virus</i>	チェリーリーフロールウイルス	CLRV
㉔ <i>Chicory yellow mottle virus</i>		CYMV
㉕ <i>Grapevine Bulgarian latent virus</i>		GBLV
㉖ <i>Grapevine Tunisian ringspot virus</i>		GTRSV
㉗ <i>Hibiscus latent ringspot virus</i>		HLSRV
㉘ <i>Lucerne Australian latent virus</i>		LALV
㉙ <i>Myrobalan latent ringspot virus</i>		MLRSV
㉚ <i>Peach rosette mosaic virus</i>		PRMV
㉛ <i>Potato virus U</i>		PVU
㉜ <i>Tomato ringspot virus</i>	トマト輪点ウイルス	ToRSV

^{a)} ウイルス和名が空欄のウイルスは、日本未発生。

RaMV は、1960年に秋田県のダイコンにひだ葉、モザイク、えそ、奇形を起こすウイルスとして報告され(栃原, 1968), 病名はダイコンひだ葉モザイク病である。実験的な汁液接種では、カブ、キャベツ、カリフラワー等アブラナ科植物に全身感染し、さらにセンニチコウなどにも感染するほか、*Chenopodium amaranticolor*には局所感染する。キスジノミハムシ (*Phyllotreta striolata*) が媒介する。ダイコンでの種子伝染は認められていない。日本産 RaMV のゲノム核酸の性状については TAKAHASHI (1989) が明らかにした。

SqMV は北海道のメロンで最初に発生が報告され、その後、岡山、宮崎、茨城等各県のメロンでも発生が報告されており、メロンモザイク病の病原ウイルスの一つとなっている。メロンの葉にモザイクや明瞭な葉脈緑帯を

生じるほか、果実にも濃緑斑点やネットの一部欠落を生じるなど被害が大きい。汁液接種によって、キュウリ、カボチャ類に感染してモザイク、輪紋、奇形などを生じ、エンドウなどにも無病徴感染する。高率に種子伝染するが、ウリハムシ (*Aulacophora femoralis*), ウリハムシモドキ (*Atrachya menetriesi*) やオオニジュウヤホシテントウ (*Epilachna vigintioctomaculata*) 等によっても伝搬される。また、罹病植物との接触によっても伝染することがある。日本産 SqMV の RNA-1 および RNA-2 の塩基配列は HAN et al. (2002 a) によって解明されている。

なお、日本未発生 of 2 種のコモウイルス属ウイルス *Broad bean stain virus* および *Broad bean true mosaic virus* も種子伝染して被害が拡大する。そのため植物検疫上の重要ウイルスと考えられ、中国、イギリス、イタ

リア, エジプト, オーストラリア等の国々から日本へのソラマメ種子輸入に際しては, 植物防疫法施行規則により栽培地での検査が要求される。

2 ファバウイルス属

興良ら (1969) は, 1968年に東京都でカブ, コマツナ, ホウレンソウ等の植物に多発したえそ性のウイルス病の病原ウイルスを, 海外で既報のソラマメウイルス (BBWV) と同定した。BBWVは, マメ科, アカザ科, アブラナ科, キク科, ナス科, リンドウ科等に属する多くの野菜, 花き類に感染し, モザイク病, 縮葉モザイク病, 微斑モザイク病, えそ斑点病, 斑紋病などの原因となっている。BBWVによる病害の発生が報告された植物は, 1999年時点で23科52種にのぼった。

海外で検出されたBBWVには, 寒天ゲル内二重拡散法により識別される2種の血清型が存在し (UYEMOTO and PROVIDENTI, 1974), 国際ウイルス分類委員会第6次報告書からはそれぞれが *Broad bean wilt virus 1* (BBWV-1) および *Broad bean wilt virus 2* (BBWV-2) という二つの異なるウイルス種として扱われるようになった。そこで, 指標となる海外の分離株との血清学的性質および分子情報に基づく異同が検討され, 日本で検出された数種のウイルス分離株がBBWV-2であることが明らかにされた (KOBAYASHI et al., 1999ほか)。さらに小林ら (2004) は, BBWV-1およびBBWV-2に対する抗血清を用いたDAS-ELISA検定を行い国内20道府県で採集された11科15種の野菜, 花き類にBBWV-2が感染していたことを明らかにした。一方, BBWV-1は海外では多数検出されているが, 日本では青森県において, ヨーロッパから導入されたデルフィニウムから検出された報告があるのみである。

NATSUAKI et al. (1994) により, 香料作物であるシソ科のパチヨリ (*Pogostemon patchouli*) から分離されたウイルスは, 既報のファバウイルスと生物学的および血清学的な相違が認められたことから, *Patchouli mild mosaic virus* (PatMMV) として記載された。しかし, PatMMVはBBWV-2と各種タンパク質のアミノ酸配列に最大で17% (CP領域) の差異しかなく, BBWV-2の1系統であることが明らかになった (IKEGAMI et al., 2001)。

最近, KOBAYASHI et al. (2005) は, リンドウ (*Gentiana scabra*) にモザイク病を生じるウイルスについて検討し, ファバウイルス属の新種ウイルス, リンドウモザイクウイルス (*Gentian mosaic virus*, GeMV) とした。本ウイルスは既報のファバウイルスと血清反応に相違が認められる。また, CPおよびポリメラーゼのア

ミノ酸配列は, BBWV-1およびBBWV-2と56~66%の相同性を示す。本ウイルスは長野県や青森県のリンドウから検出されており, 他の植物からの検出例はないが, 実験的な汁液接種では複数の科の植物に感染する。*C. amaranticolor*の接種葉に退緑斑点を生じるが, BBWV-1, BBWV-2と異なり上位葉には病徴を呈しない。媒介昆虫や伝染様式は不明である。なお, KOBAYASHI et al. (2003, 2005) は, BBWV-1, BBWV-2, GeMVのウイルスゲノムの全長の塩基配列を決定し, コードされた各種タンパク質のアミノ酸配列には3種ウイルス間で38~67%の相同性があり, 血清反応に関与するCP以外にも明らかな差異を認めた。

3 ネポウイルス属

日本においてトマト輪点ウイルス (ToRSV) は, スイセン, メロン, ペチュニア, ジャガイモで発生し, 媒介線虫として *Xiphinema americanum* などが報告されている。実験的には広い宿主域を有し, 海外ではリンゴ, ブドウ, 核果類のほか, ラン類などでも発生している。アラビシモザイクウイルス (ArMV) はスイセン, アルストロメリア, フキ, ユリ, 輸入検疫中のブドウ, オランダイチゴおよびカンザキアヤメなどでの発生が報告され, *Xiphinema bakeri* などの土壤線虫が媒介する。海外ではホップ, イチゴ, キュウリ, セロリ等のほか, ベリー類でも発生している。ブドウファンリーフウイルス (GFLV) は輸入検疫中のブドウから, またタバコ輪点ウイルス (TRSV) はグラジオラスからの検出が報告されている。TRSVは主としてヨーロッパで, アネモネ, リンゴ, ソラマメ, ナス, インゲンマメ, ブドウ, アイリス等多様な植物に発生している。ソテツえそ萎縮ウイルス (CNSV) は, 日本で最初に裸子植物のソテツから発見されたウイルスで (KUSUNOKI et al., 1986), ジンチヨウゲ, アオキなどに加えてネギ (ワケネギ含む), グラジオラス, ガーベラ等でも発生している。HAN et al. (2002b) がゲノムの塩基配列を明らかにし, ネポウイルス属のサブグループBに属することを示している。クワ輪紋ウイルス (MRSV) は日本のクワで発生し (土崎ら, 1971), *Longidorus martini* により伝搬される。このほか, トマト黒色輪点ウイルス (TBRV) がスイセンから, チェリーリーフロールウイルス (CLR) がニラから検出されている。日本におけるネポウイルスの発生は散発的で, 媒介者など発生生態の解明が必要なウイルスもあるのが現状である。

III コモウイルス科の同定法

1 血清学的方法

コモウイルス科のウイルスは一般に高い抗原性を持つことから、抗血清は比較的作製しやすい。したがって、多くのコモウイルス科ウイルスに対する抗血清が入手可能である。SqMV, BBWV-2, TRSV, GFLV に対するポリクローナル抗体が社団法人日本植物防疫協会により販売されている。また、アメリカの Agdia 社も *Bean pod mottle virus*, CPMV, *Cherry leaf mottle virus* 等日本で未発生のウイルスに対する抗体を含めて販売している。ファバウイルス属では BBWV-1, BBWV-2, GeMV の抗血清すべてを用いた ELISA 検定により、その反応の強弱の違いから、CP のアミノ酸配列の相同性に則した種の識別を容易にできる。なお、相互に血清関係がある種における最終的な同定は、宿主域の調査や特異的プライマーを用いた RT-PCR 法を行う必要がある。

2 RT-PCR 法

コモウイルス科の多くのウイルスについては塩基配列が明らかにされているため種特異的あるいは属共通プライマーのデザインが可能になっている。ファバウイルス属の種の識別には、ウイルスゲノムの塩基配列を決定し、CP またはポリメラーゼ領域のアミノ酸配列の相同性を比較することが最も確実な手段であると考えられる。リンドウに単独あるいは混合感染している BBWV-2 を、RT-PCR 法により検出する手法も確立されている (KURODA et al., 2002)。ネポウイルス属でも各種のプライマーが報告されているが、近年、A, B, C の 3 サブグループを類別するとともに種の類別を可能にする共通プライマーが開発されている。

おわりに

コモウイルス科の中でも、コモウイルス属、特に CPMV は早くから研究が行われ、植物ウイルス学研究において多数の重要な知見をもたらしてきた。アブラム

シにより媒介される BBWV も、従来の分類ではコモウイルス属と同一視されてきた。しかし、ファバウイルス属として独立し、さらに BBWV-1 と BBWV-2 に類別されるに至った。このような変遷に加えて、国際ウイルス分類委員会第 8 次報告書では、コモウイルス科ネポウイルス属に所属するとされていた *Apple latent spherical virus* はチェラウイルス属へ、温州萎縮ウイルスはサドワウイルス属へ再分類された。また、コモウイルス科を他のピコルナウイルス様ウイルスとともにピコルナウイルス目 (*Picornavirales*) としてとらえる考え方 (MAYO and HAENNI, 2006) もまとまりつつある。

コモウイルス科の中には、日本国内未発生のウイルス種も含まれている。農作物や種苗の国際的な移動が増大する昨今、これらが直接に、あるいは媒介虫とともに侵入するおそれは常にある。発生状況の把握が不十分な種もあり、また、新種のウイルスが発見される可能性もある。コモウイルス科ウイルスの農業上の重要性から今後、その診断や同定法についての理解が深まることを願う。

引用文献

- 1) FAUQUET, C. M. et al. (eds.) (2005): *Virus Taxonomy*, VIIIth Report of the ICTV, Elsevier/Academic Press, London.
- 2) HAN, S. S. et al. (2002 a): *Arch. Virol.* **147**: 437 ~ 443.
- 3) ——— et al. (2002 b): *ibid.* **147**: 2207 ~ 2214.
- 4) IKEGAMI, M. et al. (2001): *Intervirology* **44**: 355 ~ 358.
- 5) KOBAYASHI, Y. O. et al. (1999): *Arch. Virol.* **144**: 1429 ~ 1438.
- 6) ——— et al. (2003): *J. Gen. Plant Pathol.* **69**: 320 ~ 326.
- 7) 小林有紀ら (2004): *関東東山病虫研報* **51**: 43 ~ 48.
- 8) KOBAYASHI, Y. O. et al. (2005): *Phytopathology* **95**: 192 ~ 197.
- 9) KURODA, T. et al. (2002): *J. Gen. Plant Pathol.* **68**: 169 ~ 172.
- 10) KUSUNOKI, M. et al. (1986): *Ann. Phytopath. Soc. Jpn* **52**: 302 ~ 311.
- 11) MAYO, M. A. and A. L. HAENNI (2006): *Arch. Virol.* **151**: 1031 ~ 1037.
- 12) MURPHY, F. A. et al. (eds.) (1995): *Virus Taxonomy*, *Arch. Virol.* (supplement 10), Springer, Wien New York.
- 13) NATSUAKI, K. T. et al. (1994): *Plant Disease* **78**: 1094 ~ 1097.
- 14) TAKAHASHI, H. (1989): *Ann. Phytopath. Soc. Jpn* **55**: 161 ~ 169.
- 15) 栃原比呂志 (1968): *日植病報* **34**: 129 ~ 136.
- 16) 土崎常男ら (1971): *同上* **37**: 266 ~ 271.
- 17) UYEMOTO, J. K. and R. PROVIDENTI (1974): *Phytopathology* **64**: 1547 ~ 1548.
- 18) 奥良 清ら (1969): *日植病報* **35**: 122 ~ 123.

発生予察情報・特殊報 (19.1.1 ~ 1.31)

各都道府県から発表された病害虫発生予察情報のうち、特殊報のみ紹介。発生作物：発生病害虫 (発表都道府県) 発表月日。都道府県名の後の「初」は当該都道府県で初発生の病害虫。

※詳しくは各県病害虫防除所のホームページまたは JPP-NET (<http://www.jpnn.net/>) でご確認下さい。

■トマト, ミニトマト: トマト黄化葉巻病 (沖縄県: 初) 1/17

■トマト: トマト黄化葉巻病 (東京都: 初) 1/18

■きく: キクわい化病 (宮城県: 初) 1/25

■トマト: トマトすすかび病 (高知県: 初) 1/30